

## CHANGEMENTS DE PHASE ET CLONAGE CHEZ LES ESPÈCES ARBORESCENTES : IMPORTANCE DES MÉRISTÈMES PRIMAIRES CAULINAIRES

O. Monteuis\*, M.-C. Bon  
\*CIRAD-Forêt  
Programme Arbres et Plantations  
Campus de Baillarguet  
BP 5035  
34032 Montpellier Cedex 1  
FRANCE

Changements de phase et clonage sont étroitement liés chez les espèces arborescentes. Les différentes formes de vieillissement classiquement reconnues chez les arbres sont discutées en relation avec l'aptitude à la reproduction végétative. La propagation clonale conforme de génotypes sélectionnés âgés atteste des possibilités de rajeunissement en fonction des espèces, et confère à la notion d'âge physiologique une importance prépondérante par rapport à l'âge chronologique et l'âge ontogénétique. Le fait de pouvoir reproduire fidèlement un individu de façon illimitée dans le temps et l'espace par diverses techniques de clonage incite à s'interroger sur la notion de vieillissement ontogénétique. Le rôle déterminant des méristèmes primaires caulinaires dans la perpétuation de ces processus de régénération végétative conforme est trop souvent sous-estimé. L'évolution des technologies, que ce soit dans le domaine de la culture in vitro, de l'histo-cytologie, de la biochimie ou de la biologie moléculaire devrait permettre de mieux appréhender l'importance des méristèmes dans les phénomènes de changement de phase, et de confirmer un certain nombre d'hypothèses basées jusqu'alors sur des observations morphologiques ou morphogénétiques.

Mots clés : âge chronologique, âge ontogénétique, âge physiologique, changement de phase, clonage, espèces arborescentes, méristèmes, multiplication végétative, rajeunissement, vieillissement.

### INTRODUCTION

Les phénomènes de changements de phase au sein des espèces arborescentes suscitent un réel intérêt depuis de nombreuses années. Pour les anglo-saxons, la terminologie de changement de phase - «phase change» - est synonyme de vieillissement, sénescence ou encore maturation par analogie avec le terme anglais «maturation» consacré (Hackett 1985). Il semble légitime d'inclure également sous cette dénomination de changements de phase les phénomènes de «retour en arrière» (Nozeran 1978, 1986) ou de rajeunissement plus ou moins probant (Franclet 1981, Pierik 1990), la référence de base restant dans tous les cas le témoin juvénile (Monteuuis 1988).

Les méristèmes primaires ont très tôt été considérés comme étant à l'origine des changements de phase observés en fonction du développement des arbres au cours du temps (Schaffalitzky de Muckadell 1959). Le passage de l'état végétatif à florifère constitue de fait un indice majeur pour définir classiquement à l'échelle de l'individu l'achèvement de la phase juvénile et le début de la phase mature (Wareing 1959, Doorenbos 1965, Hackett 1985). La formation des fruits ne constituent qu'un aspect de l'incidence des changements de phase sur les cultures d'espèces



figure 1a : *Ginkgo biloba* (d'après Camefort, 1950; cité par Buvat, 1955)

za : zone apicale inactive;  
mm : méristème médullaire  
ai : anneau initial.

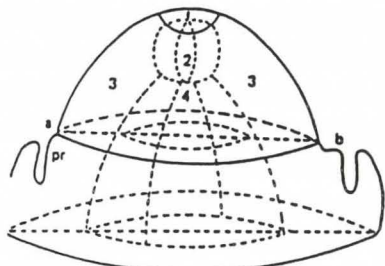


figure 1b : *Abies concolor* (d'après Parke, 1959; cité par Gifford et Corson, 1971).

1. apical initials;
2. subterminal mother cells;
3. peripheral zone;
4. zone of central tissue

Le plan *ab* représente la limite basale théorique du dôme méristématique; *pr* est le premier primordium foliaire visible.

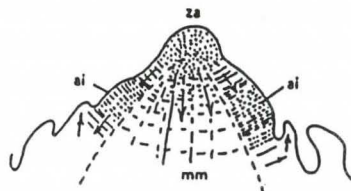


figure 1c : *Picea abies* (d'après Camefort, 1950; cité par Buvat, 1955)

- même légendes que fig. 1 a.

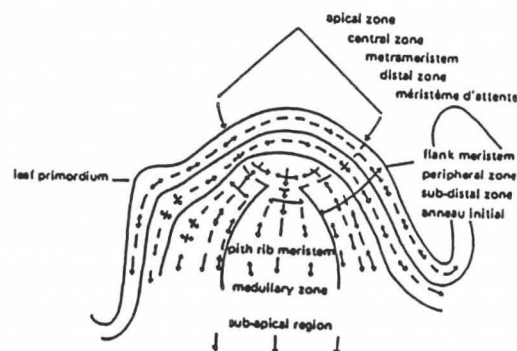


figure 1d : Dicotylédone "modèle"  
(d'après Gifford et Corson, 1971)  
T : tunica; C : corpus.

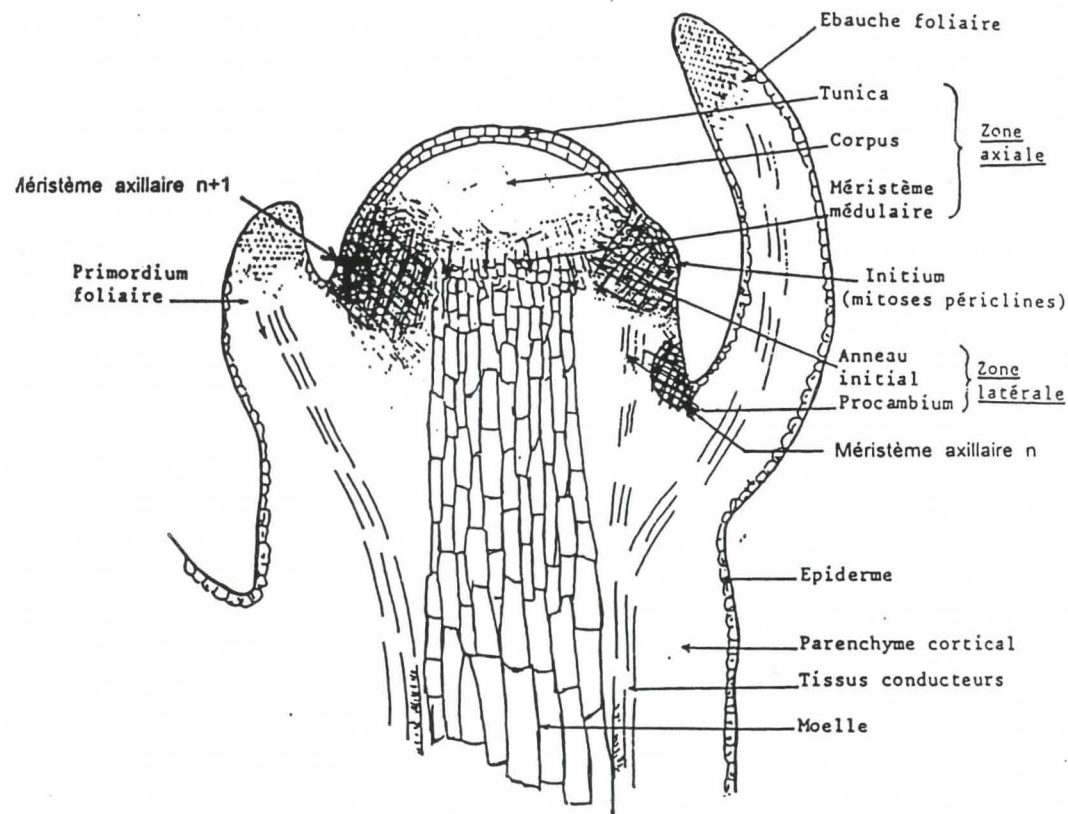


Figure 2 : Représentation schématique de l'organisation histo-cytologique d'un méristème primaire caulinaire, vu en coupe. Sur le plan de l'âge ontogénétique, le méristème axillaire *n* est moins vieux que son homologue *n+1*, lui-même plus jeune que le méristème terminal originel en position sommitale.



arborescentes, frutières ou forestières. Ainsi, le vieillissement des arbres s'accompagne généralement aussi d'un déclin de la capacité à néoformer des racines (Doorenbos 1965, Bonga 1982, Hackett 1985, Wareing 1987, Hackett 1988), condition *sine qua non* pour le bouturage. Le phénomène peut affecter également l'aptitude au clonage conforme des copies génétiques obtenues, par référence au phénotype de la «tête de clone» originelle sélectionnée - notion de variabilité intra-clonale (Hackett 1983). La foresterie clonale est donc aussi concernée au premier chef, bien que l'intensité du phénomène soit susceptible de varier en fonction des espèces, voire au niveau infra-spécifique, en fonction des individus - notion de variabilité inter-clonale (Monteuuis 1988).

Le rôle prépondérant des méristèmes primaires caulinaires par rapport aux phénomènes de changement de phase et leurs conséquences pour le clonage conforme (Schaffalitzky de Muckadell 1959, Monteuuis 1989a) mérite d'être développé, en tenant compte de l'évolution des méthodes d'investigations et des concepts.

## 1 - Particularités des méristèmes primaires caulinaires

Les méristèmes primaires - ou points végétatifs - caulinaires, situés à l'extrémité apical des axes aériens, ont fait l'objet de nombreuses études histo-cytologiques, sources d'interprétations variées débouchant entre autres sur la notion d'anneau initial, de méristème d'attente et de méristème médullaire (voir Figures 1).

Les méristèmes primaires caulinaires présentent un certain nombre de particularités fondamentales qui méritent d'être soulignées :

- Les méristèmes sont des centres organogènes pouvant être définis d'un point de vue histo-cytologique. Cette référence prime sur les dimensions qui, bien que généralement minuscules, sont susceptibles de varier considérablement en fonction des espèces (Clowes 1961). Ainsi, si des extrémités apicales caulinaires de 100µm correspondent strictement au méristème chez *Sequoiadendron giganteum* ou *Tectona grandis*, il s'agit d'apex dans le cas d'*Acacia mangium* ou d'*Eucalyptus spp.* La différence du point de vue de la différenciation histologique notamment ne saurait être sous-estimée.
- Leurs caractéristiques morphologiques et histo-cytologiques peuvent varier en fonction des espèces, de l'activité végétative et de l'âge ou plus précisément du développement architectural de l'individu (Owston 1969, Kozlowski 1971, Monteuuis 1987, 1988, 1989b).
- Ils sont le siège d'une intense activité mitotique qui à travers des divisions périclinales et anticlinales assurent l'organogenèse, notamment la formation des feuilles, des fleurs ou des inflorescences lors du passage à l'état floral, et, en zone péri-axiale, des méristèmes «fils» axillaires à l'aisselle des feuilles (voir Figure 2). Ces derniers sont à l'origine de la formation de rameaux axillaires.
- Ces mitoses permettent, selon Buvat (1952) d'assurer une croissance théoriquement indéfinie.
- Certains résultats de culture *in vitro* de méristèmes excisés laissent même présager de potentialités de totipotence (Margara 1982).

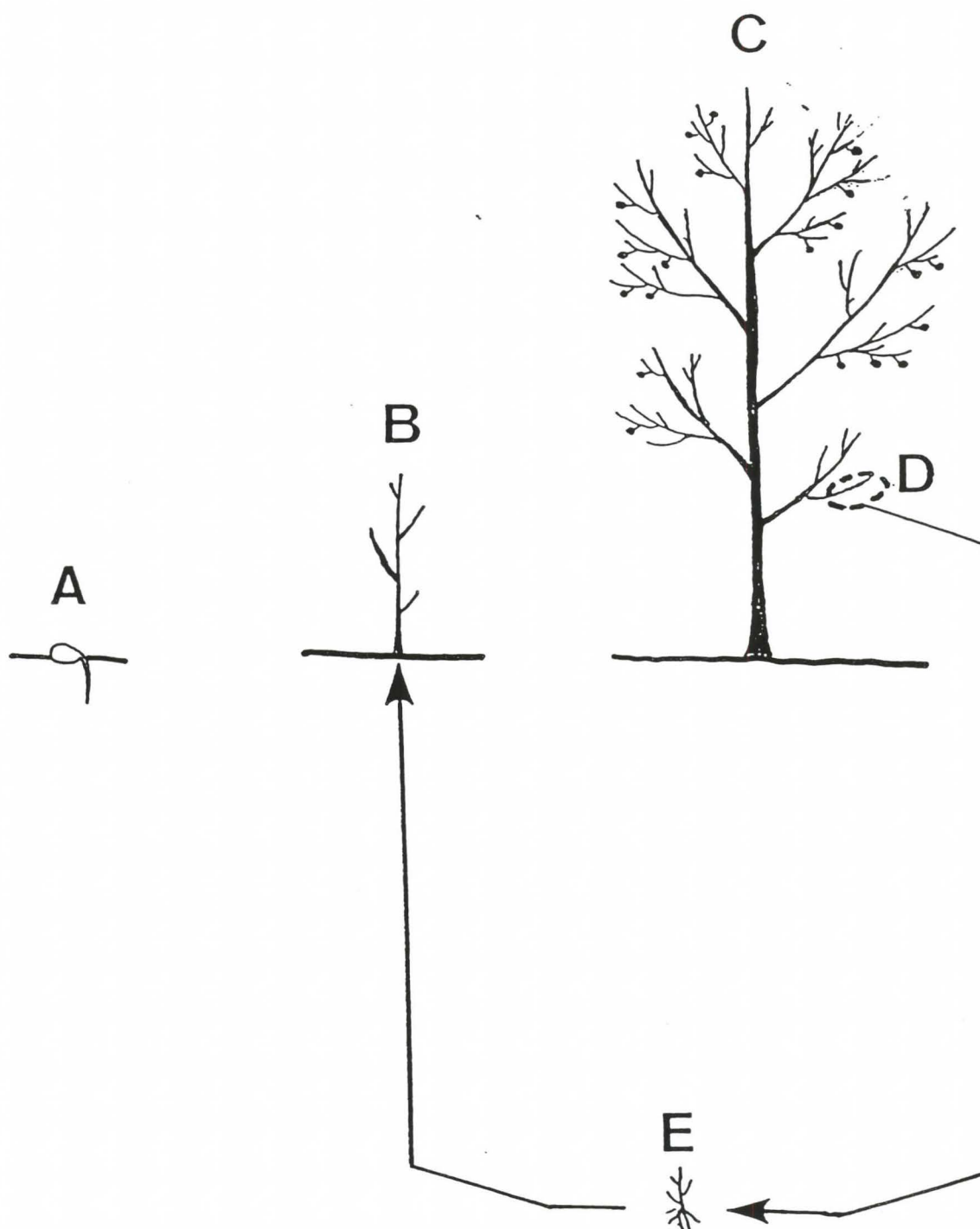


Figure 3 : Développement ontogénétique et propagation clonale chez les espèces arborescentes. A) Germination. B) Phase juvénile (jusqu'à l'apparition des organes reproducteurs). C) Phase mature (florifère). D) Prélèvement d'un fragment d'axe végétatif dont l'origine cellulaire remonte au pôle apical de l'embryon. E) Cycle de multiplication végétative par bouturage ou greffage, qui peut-être répété afin de perpétuer le clonage conforme, parfois pendant plusieurs siècles.



## 2 - Illustrations des potentialités ontogénétiques des méristèmes primaires caulinaires

### 2.1 - A l'échelle de l'individu

Les potentialités ontogénétiques du méristème originel situé au pôle apical de l'embryon s'expriment initialement en conditions naturelles au cours de l'édification du système architectural caulinaire reflétant l'accomplissement du programme ontogénétique. Il convient de souligner que les différents axes proviennent du seul et même méristème initial qui a donné naissance au cours du développement à un nombre croissant de méristèmes « fils » d'âge ontogénétique de plus en plus élevé. Ceux-ci ont pu demeurer latents au sein de bourgeons proventifs, ou participer à l'édification du complexe architectural.

Les phénomènes de réitérations totales ou partielles de type adaptatif ou traumatique (Edelin 1977, Barthélémy 1990, Crabbé 1990) observés sont révélateurs de la persistance de potentialités ontogénétiques au sein des méristèmes en dépit de leur âge ontogénétique. Ce dernier peut être conçu en nombre de mitoses, d'autant plus élevé que ces événements sont éloignés du collet.

### 2.2 - A l'échelle du clone

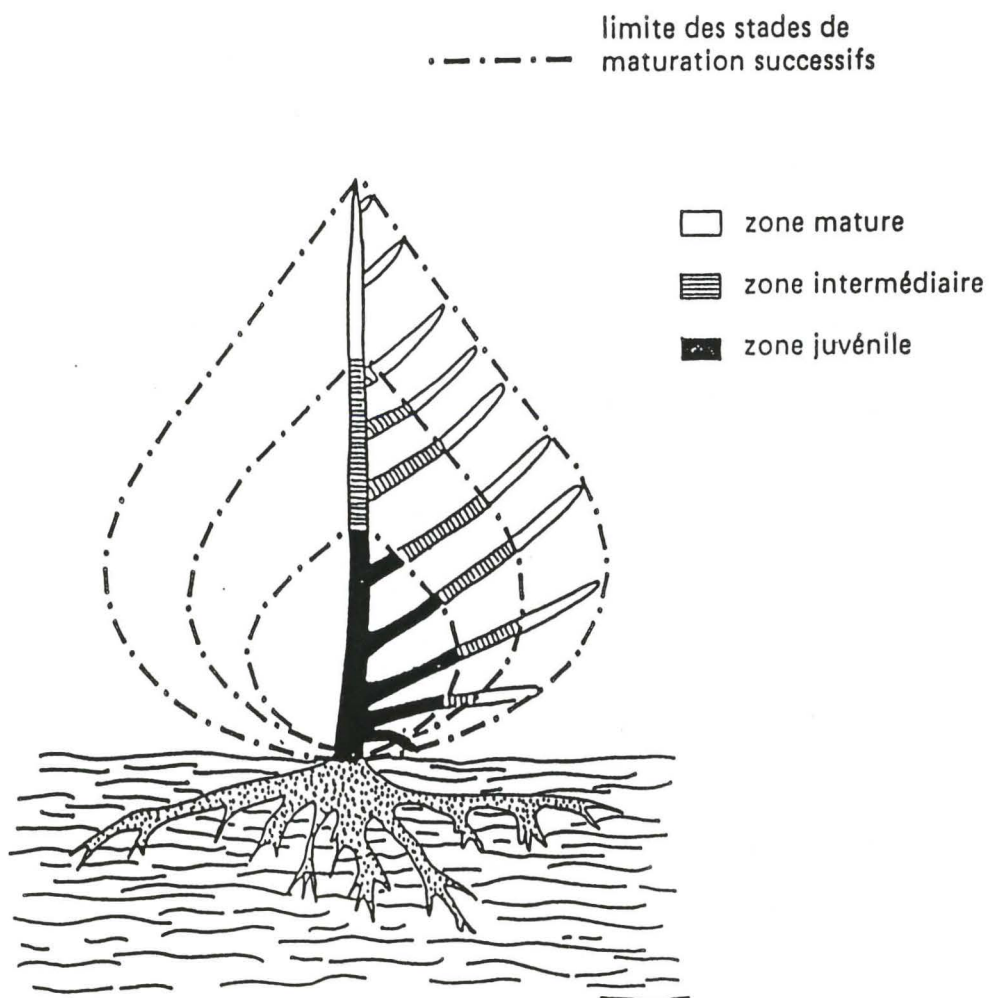
L'exemple de certaines espèces de *Thuja* du nord du continent américain, *Thuja plicata* notamment, qui se propagent naturellement par marcottage depuis des siècles (Edelin 1997, communication personnelle), illustre le maintien des capacités ontogénétiques des méristèmes au cours du temps, indépendamment d'un âge ontogénétique croissant. Il convient en effet de réaliser que la propagation clonale est assurée par des méristèmes dont l'origine cellulaire remonte à la formation du méristème initial situé au pôle apical de l'embryon. Le clonage revient donc à perpétuer la filiation organogénique évoquée précédemment entre le méristème originel et les méristèmes « fils » situés à l'extrémité des axes qu'ils ont édifiés.

La propagation par greffage de cultivars fruitiers s'accompagne à chaque nouvelle génération d'une récapitulation du phénomène de changement de phase, se traduisant pratiquement par un délai de mise à fruit correspondant à la période juvénile. Ce processus se perpétue avec une régularité bien établie pour certaines variétés depuis des siècles.

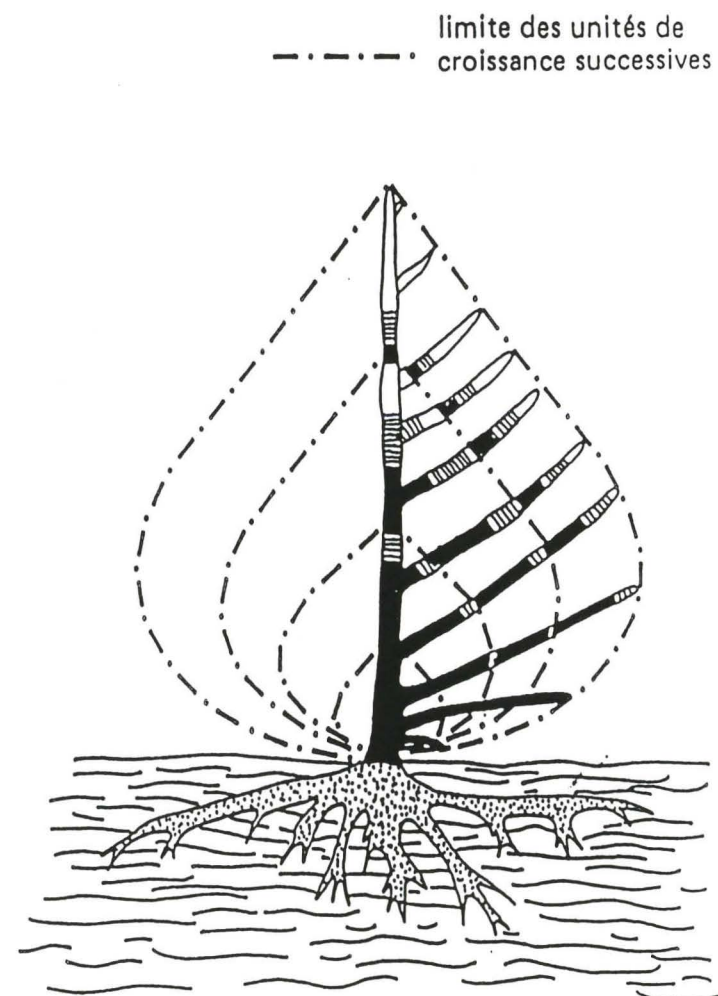
Il en est de même pour les espèces ligneuses ornementales et forestières, propagées par greffage, marcottage ou bouturage. Les clones hybrides de peupliers illustrent les potentialités ontogénétiques des méristèmes garant d'une reproduction clonale conforme au fil des générations de bouturage.

Ces observations, illustrées sous la forme d'un schéma synthétique Figure 3, méritent d'être considérées dans toute leur signification par rapport aux phénomènes de vieillissement classiquement admis.

Figure 4 : Représentation schématique des concepts de Passecker (1947) et de Krenke (1940) du vieillissement en fonction du développement ontogénétique des espèces arborescentes.



4a: Concept de Passecker (1947) attaché au caractère irréversible du processus de vieillissement en fonction du développement ontogénétique.



4b: Concept de Krenke (1940), repris par Franclet (1983), du vieillissement selon un mode séquentiel réitéré en fonction de l'allongement des unités de croissance successives au cours du développement ontogénétique.



### 3 - Interprétations par rapport aux concepts de vieillissement classiquement reconnus

Les notions d'âges chronologique et ontogénétique ont été explicitées entre autres par Fortanier et Jonkers (1976).

L'âge chronologique pour un individu issu de semis se définit à travers l'intervalle de temps écoulé depuis la germination jusqu'à l'instant présent. Cette référence a été utilisée pour renseigner globalement pour une espèce sur la durée de la phase juvénile qui s'achève classiquement par l'apparition des organes reproducteurs (Wareing 1959), indépendamment de l'existence d'un gradient intra-individu de juvénilité et d'aptitude à la néoformation de racines associé lié à la proximité de l'appareil racinaire (Passecker 1947, Nozeran 1978, Bonga 1982, Monteuiis 1988). L'influence possible de l'âge chronologique sur le vieillissement des méristèmes a été réactualisée à travers l'hypothèse d'existence de «chronogènes» au sein des méristèmes (Bonga et Aderkas 1993) ou les observations réalisées sur *Arabidopsis* (Lawson et Poethig 1995).

L'âge ontogénétique se définit par rapport au développement spatial de l'individu au cours de l'ontogénèse. Ramené au niveau du méristème primaire caulinaire édificateur, l'âge ontogénétique peut se concevoir en nombre de mitoses produites par ledit méristème (Fortanier et Jonkers 1976). Le vieillissement ontogénétique repose sur la dualité entre le temps et le développement spatial dans la mesure où, en conditions naturelles, un certain stade ontogénétique ne sera atteint qu'au bout d'un certain laps de temps. Le fait que les organes dernièrement formés à la périphérie du houppier soient considérés comme les plus jeunes du point de vue de l'âge chronologique et comme les plus vieux sous l'aspect de l'âge ontogénétique traduit cette dualité, sur laquelle insistent plus récemment Lawson et Poethig (1995) à travers la terminologie de «developmental time».

Néanmoins, le maintien, parfois pendant plusieurs siècles, des potentialités ontogénétiques des méristèmes primaires caulinaires au cours des cycles successifs de propagation végétative relativise l'impact de l'âge chronologique et ontogénétique sur l'aptitude au clonage conforme des génotypes concernés.

La notion d'âge physiologique reprise et développée principalement par Borchert (1976) paraît plus réaliste et permet d'interpréter bon nombre d'observations morphologiques, organogénétiques, physiologiques, histo-cytologiques et biochimiques, comme cela a été montré sur *Sequoiadendron giganteum* (Bon 1988a et c, Monteuiis et Bon 1986, Monteuiis 1987, Monteuiis et Gendraud 1987, Monteuiis et al 1987a, Monteuiis 1988, 1989b). Ainsi, conformément à la conception de Krenke (1940) reprise par Franclet (1983), les potentialités juvéniles initiales deviendraient, au cours du développement ontogénétique de l'arbre en fonction du temps de plus en plus restreintes dans l'espace, présentant le maximum d'intensité au moment du débourrement dans les extrémités apicales des tiges. Ce concept, établi à partir d'observations de la morphologie foliaire s'inspire directement de la notion de cyclophysie au sens de Schaffalitzky de Muckadell (1959). La différence fondamentale par rapport au concept de vieillissement ontogénétique graduel et irréversible proposé par Passecker (1947) réside en l'existence de foyers virtuels de juvénilité au sein des méristèmes primaires caulinaires, même si potentialités deviennent de plus en plus réduites d'un point de vue spatio-temporel au cours de la croissance (voir Figure 4).

Cette conception du vieillissement physiologique des méristèmes conformément à l'interprétation de Borchert (1976) permet d'interpréter également les phénomènes de «retour en



arrière» ou de rajeunissement. Il s'agirait plus vraisemblablement de l'expression de massifs cellulaires restés juvéniles au sein des méristèmes - sous l'effet de systèmes corrélatifs inhibiteurs (Nozeran 1978) - , que d'un rajeunissement véritable de cellules matures.

#### 4 - Méristèmes et techniques de clonage

Il existe plusieurs techniques de clonage, le bouturage étant le plus opérationnel dans le cadre de la foresterie clonale. De nombreux travaux ont permis d'établir que l'aptitude à la néoformation racinaire est susceptible de varier considérablement en fonction des espèces (Doorenbos 1965, Franclet 1983, Hackett 1985, Wareing 1987), et éventuellement au niveau infra-spécifique en fonction des géotypes entraînant des différences interclonales d'aptitude au bouturage (Monteuuis et al 1987b, Monteuuis 1988). Il a été observé dans un deuxième temps que si la capacité à la rhizogenèse adventive conditionne l'obtention de boutures, elle ne présage pas toujours du développement phénotypique conforme des dites boutures, comme le traduisent les expressions telles que variabilité intraclonale (Hackett 1983), topophysie (Schaffalitzky de Muckadell 1959, Doorenbos 1965, Franclet 1983) ou «C effects» pour les généticiens (Burdon et Shelbourne 1974). Là encore, l'intensité du phénomène est susceptible de varier en fonction des espèces.

Les techniques de manipulations des pieds-mères bien connues des praticiens (Franclet 1980) reviennent à modifier le rapport appareil racinaire/appareil caulinaire dans le sens d'une réduction du développement de ce dernier. Les techniques de tailles ou recépage stimulent l'expression morphogénétique de méristèmes proches de l'appareil racinaire, restés jusqu'alors latents au sein de bourgeons proventifs. Soulignons encore que ces méristèmes sont plus jeunes du point de vue de l'âge ontogénétique que leurs homologues en position plus distale par rapport au pôle racinaire du fait d'une contribution plus active de ces derniers au mouvement morphogénétique (Nozeran 1986).

Le greffage revient également à modifier le contexte physiologique du ou des méristèmes du greffon en les plaçant dans une situation plus favorable sur le plan de l'afflux de métabolites provenant de l'appareil racinaire du porte-greffe.

Ces pratiques induisent indéniablement des changements au niveau des capacités organogéniques des méristèmes, reflétés notamment par des réversions de la morphologie foliaire vers le type juvénile, et une amélioration des capacités à la rhizogenèse adventive (Monteuuis 1985). Il paraît fondé d'interpréter ces manifestations en termes de rajeunissement physiologique au sens de Borchert (1976). Les rajeunissements observés sont néanmoins plus ou moins accentués en fonction des espèces. Dans certains cas, il ne peut s'agir que d'un regain de vigueur de croissance, exprimé en anglais par le terme «reinvigoration» pour marquer le distinguo avec «rejuvenation» (rajeunissement) (Wareing 1959, 1987, Pierik 1990, Bonga et Aderkas 1993). Pour certaines autres espèces, les techniques de manipulations de pieds-mères telles que le bouturage réitéré ou en cascade permettent un rajeunissement physiologique suffisant pour garantir la qualité des plantations clonales à partir de géotypes sélectionnés âgés et propagés à l'échelle industrielle par bouturage (Monteuuis et al 1987b).



L'étude du clonage de *Sequoiadendron giganteum* à travers la mise en oeuvre de différentes techniques de propagation asexuée a permis d'établir l'intérêt de miniaturiser les structures végétatives manipulées. En effet, chez cette espèce, seule la culture *in vitro* de méristèmes excisés a conduit à l'obtention d'un lignée méri-clonale véritablement rajeunie par référence au témoin juvénile (Bon et Monteuiis 1991, Monteuiis 1991).

Le caractère aléatoire de ce résultat peut s'interpréter du fait des probabilités spatio-temporelles d'autant plus réduites que la tête de clone est âgée de prélever un méristème au stade physiologique juvénile requis, conformément à l'interprétation du vieillissement physiologique de Krenke (1940). Cette notion de «créneau» spatio-temporel de juvénilité au sein de la plante mère permet de considérer la miniaturisation comme une condition nécessaire mais non suffisante à un rajeunissement radical (Nozeran 1978), gage de l'aptitude au clonage conforme en l'absence de phénomènes de «plagiotropisation» ou topophysie, en fonction des espèces (Nozeran 1980, Monteuiis 1988).

## CONCLUSION et PERSPECTIVES

L'aptitude au clonage conforme des espèces arborescentes est conditionnée par le vieillissement des méristèmes primaires caulinaires. En dépit des arguments avancés, la question du vieillissement génétiquement programmé demeure toujours d'actualité pour certains chercheurs pour qui les cas de rajeunissements irréfutables rapportés résulteraient d'anomalies au niveau des méristèmes primaires caulinaires (Greenwood 1995). Le développement des techniques de biologie moléculaire devraient permettre de mieux appréhender le déterminisme des phénomènes de changement de phase et, *in fine*, de statuer sur leur origine génétique ou épigénétique.. Une synthèse des aspects métaboliques et génomiques associés au phénomène de vieillissement des végétaux ligneux a été publiée par Haffner et al (1991). Les résultats les plus avancés et significatifs publiés à ce jour dans le domaine de la biologie moléculaire en relation avec le vieillissement révèlent chez *Hedera helix* des différences au niveau de l'expression de deux gènes (Woo et al 1994), et des déficiences de transcription affectant notamment la synthèse de dihydroflavonol reductase (Murray et al 1994). Mais, comme soulignent Greenwood et Hutchinson (1993), il peut être difficile parfois de faire la part des choses entre l'activité transcriptionnelle et le turnover des ARN messagers-poly A. Chez *Prunus avium*, Besford et al (1996) ont mis en évidence une protéine de 12 KDa plus abondante dans les individus juvéniles que dans les sujets âgés. Chez *Sequoiadendron giganteum*, le vieillissement et le déclin de l'aptitude au clonage conforme ont pu être associés à une diminution de la concentration en une protéine membranaire de 16 KDa (Bon 1988b et c). Les résultats de l'approche multi-disciplinaire entreprise sur cette dernière espèce nous ont incités à privilégier l'hypothèse de l'origine épigénétique du phénomène de vieillissement (Bon 1988a et 1988c, Monteuiis 1988), par rapport à un déterminisme génétiquement programmé. L'analyse moléculaire des cas de rajeunissement obtenus sur *Sequoia sempervirens* crédite également cette vision à travers l'influence du génome mitochondrial (Huang et al 1995). Comme le suggèrent Bonga et Aderkas 1993, l'influence de l'épigénétique sur les changements de phase pourrait être testée, comme dans le cas des cellules animales, par la transplantation de noyau dans une cellule anuclée de degré de juvénilité différent.

En tout état de cause, les résultats devront être interprétés avec une certaine prudence en tenant compte des particularités spécifiques évoquées antérieurement, des organes et tissus étudiés et de la zonation intraméristématique susceptible de varier en fonction des espèces, de leur



développement ontogénétique et du stade d'activité physiologique. La variabilité intra-individu en fonction de paramètres spatio-temporels parfois difficilement contrôlables tels que les fluctuations d'état physiologique doit nécessairement être prise en compte pour éviter les interprétations erronées des phénomènes de changement de phase (Monteuuis 1988, Mellerowicz et al 1995)). Les récentes informations communiquées par Medford (1992) confirment au niveau génétique l'hétérogénéité existant au sein des méristèmes primaires caulinaires. Nous avons pu constater chez *Sequoiadendron giganteum* le bien fondé d'une approche analytique multidisciplinaire pour étudier les phénomènes de changement de phase, qui nous a amenés à nous focaliser sur les méristèmes primaires caulinaires et à affiner les moyens d'investigations. Ainsi, les techniques d'électrophorèses bidimensionnelles permettant d'analyser la population protéique d'extrémités apicales (Bon et al 1994), voire d'un seul méristème (Bon et Monteuuis 1987, Bon 1989a) mériteraient d'être perfectionnées. Parallèlement l'approche microscopique, l'histocytochimie et l'immunolocalisation plus particulièrement, pourraient permettre de mieux circonscrire les foyers de juvénilité au sein des zones méristématiques, surtout lorsque cet état juvénile peut-être caractérisé par un marqueur moléculaire tel que «J16» pour *Sequoiadendron giganteum* (Bon 1988b) ou la protéine de 12 KDa mise en évidence par Besford et al (1996) chez *Prunus avium*. Ce type de recherche devrait aider à mieux cerner les massifs cellulaires à prélever en priorité pour la culture *in vitro* à des fins de clonage conforme.

Un autre intérêt appliqué des marqueurs moléculaires de la juvénilité (Bon 1989b) réside dans leur application dans le cadre de tests clonaux, afin de quantifier et d'homogénéiser le degré de rajeunissement des clones, susceptible de fausser l'appréciation des valeurs génotypiques.

\* \* \*  
\* \*  
\*

## BIBLIOGRAPHIE

- Barthélémy D., 1990. Modifications de la structure des complexes réitérés en fonction de leur position sur la plante. Dans: Compte-rendu du Groupe d'Etude de l'Arbre: « Les phénomènes de réitération chez les végétaux ligneux. Grenoble, 24-25 septembre 1987, 86-114.
- Besford R.T., Hand P., Peppitt S.D., Richardson C.M., Thomas B., 1996. Phase change in *Prunus avium*: differences between juvenile and mature shoots identified by 2-dimensional protein separation and *in vitro* translation of mRNA. J. Plant Physiol., 147, 534-538.
- Bon M.-C., 1988a. Nucleotide status and protein synthesis *in vivo* in the apices of juvenile and mature *Sequoiadendron giganteum* during budbreak. Physiol. Plant., 72, 796-800.
- Bon M.-C., 1988b. J16: an apex protein associated with juvenility of *Sequoiadendron giganteum*. Tree Physiol., 4, 381-387.
- Bon M.-C., 1988c. Aspects biochimiques du clonage de séquoias géants (*Sequoiadendron giganteum* Buchholz) jeunes et âgés. Thèse de Doctorat d'Etablissement, Univ. Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 150p.
- Bon M.-C., 1989a. A two-dimensional electrophoresis procedure for single meristem of different forest species. Electrophoresis, 10, 530-532.
- Bon M.-C., 1989b. A propos des marqueurs biochimiques de juvénilité. Annales AFOCEL 1988, 42-53.



- Bon M.-C., Monteuis O., 1987. Application de la technique micro 2D PAGE au microgreffage de *Sequoiadendron giganteum* Buccholz. C.R. Acad. Sc. Paris, 224, 667-670.
- Bon M.-C., Monteuis O., 1991. Rejuvenation of a 100-year-old *Sequoiadendron giganteum* through in vitro meristem culture. II. Biochemical arguments. *Physiol. plant.*, 81, 116-120.
- Bon M.-C., Riccardi F., Monteuis O., 1994. Influence of phase change within a 90-year-old *Sequoia sempervirens* on its in vitro organogenic capacity and protein patterns. *Trees*, 8, 283-287.
- Bonga J.M., 1982. Vegetative propagation in relation to juvenility, maturity and rejuvenation. Dans: *Tissue Culture in Forestry*. Bonga J.M. et Durzan D.J. éds, Martinus Nijhoff, Dr W. Junk publishers, The Hague, 387-412.
- Bonga J.M., Von Aderkas P., 1993. 12. Rejuvenation of tissues from mature conifers and its implications for propagation in vitro. Dans : *Clonal Forestry I: Genetics and Biotechnology*. Ahuja M.R. et Libby W.J. éds, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, NewYork, London, Paris kyo, Hong Kong, Barcelona, Budapest, 182-199.
- Borchert R., 1976. The concept of juvenility in woody plants. *Acta Hort.*, 56, 21-36.
- Burdon R.D., Shelbourne C.J.A., 1974. Use of vegetative propagules for obtaining genetic information. *N. Z. J. For. Sci.*, 4 (2), 418-425.
- Buvat R., 1952. Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques Dicotylédones. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 11ième série, XIII, 202-291.
- Buvat R., 1955. Le méristème apical de la tige. *Ann. Biol.*, 31, 596-656.
- Clowes F.A.L., 1961. Apical meristems. Adlard and son éds, Ltd, Bartolomew press, Dorking, 156p.
- Crabbé J., 1990. Les phénomènes de réitération chez les végétaux ligneux: introduction au séminaire. Dans: *Compte-rendu du Groupe d'Etude de l'Arbre: « Les phénomènes de réitération chez les végétaux ligneux. Grenoble, 24-25 septembre 1987, 3-7.*
- Doorenbos J., 1965. Juvenile and adult phases in woody plants. *Encycl. Plant. Physiol.*, 15 (1), 1222-1235.
- Edelin C., 1977. Images de l'architecture des conifères. Thèse de 3ième cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 255p.
- Fortanier E.J., Jonkers H., 1976. Juvenility and maturity of plants influenced by their ontogenetical and physiological ageing. *Acta Hort.*, 56, 37-44.
- Franclet A., 1981. Rajeunissement et propagation végétative des ligneux. *Annales AFOCEL* 1980, 11-40.
- Franclet A., 1983. Rejuvenation: theory and practical experiences in clonal silviculture. Dans: *Clonal Forestry: its impact on tree improvement and our future forests. XIXth Meeting of the Canadian Tree Improvement Association, 22-26/8/1983, Toronto, 96-134.*
- Gifford E.M., Corson G.E., 1971. The shoot apex in seed plants. *Bot Rev.*, 37 (2), 143-229.
- Greenwood M.S., 1995. Juvenility and maturation in conifers: current concepts. *Tree Physiol.*, 15, 433-438.
- Greenwood M.S., Hopper C.A., Hutchinson K.W., 1989. Maturation in Larch. I. Effect of age on shoot growth, foliar characteristics, and DNA methylation. *Plant Physiol.*, 90, 406-412.
- Greenwood M.S., Hutchinson K.W., 1993. 3. Maturation as a developmental process. Dans: *Clonal Forestry I: Genetics and Biotechnology*. Ahuja M.R. et Libby W.J. éds, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, NewYork, London, Paris kyo, Hong Kong, Barcelona, Budapest, 14-33.
- Hackett W.P. 1983. Phase change and intra-clonal variability. *HortScience*, 18(6), 12-16.
- Hackett W.P., 1985. Juvenility, maturation and rejuvenation in woody plants. *Hort. Rev.*, 7, 109-155.



- Hackett W.P. 1988. Donor plant maturation and adventitious root formation. Dans: Adventitious root formation in cuttings. Davis T.M., Haissig B.E. et Sankhla N. éds, Dioscorides Press, Portland, 11-28.
- Haffner V., Enjalric F., Lardet L., Carron M.-P., 1991. Maturation of woody plants: a review of metabolic and genomic aspects. *Ann. Sci. For.*, 48, 615-630.
- Huang L.-C., Lius S., Huang B.L., Murashige T., Mahdil E.F.M., Van Gundy R., 1992. Rejuvenation of *Sequoia sempervirens* by repeated grafting of shoot tips onto juvenile rootstocks in vitro. *Plant Physiol.*, 98, 166-173.
- Huang L.-C., Lin L.-Y., Chen C.-M., Chen L.-J., Huang B.-L., Murashige T., 1995. Phase reversal in *Sequoia sempervirens* in relation to mtDNA. *Physiol. Plant.*, 94, 379-383.
- Kozłowski T.T., 1971. Growth and development of trees. Vol I, Academic Press, New York, San Francisco, London, 443p.
- Krenke N.P., 1940. The theory of the cycle of senescence and rejuvenation of plants and its practical applications. *Plant Breed. Abstract.*, 15 (181), 1-135.
- Lawson E.J.R., Poethig R.S., 1995. Shoot development in plants: time for a change. *TIG*, 11(7), 263-267.
- Margara J., 1982. Bases de la multiplication végétative. INRA Versailles, France, 262p.
- Mellerowicz E.J., Riding R.T., Greenwood M.S. 1995. Nuclear and cytoplasmic changes associated with maturation in the vascular cambium of *Larix laricina*. *Tree Physiol.*, 15, 443-449.
- Medford J.I., 1992. Vegetative apical meristems. *The Plant Cell*, 4, 1029-1039.
- Monteuuis O., 1985. La multiplication végétative du séquoia géant en vue du clonage. *Annales AFOCEL* 1984, 139-171.
- Monteuuis O., 1987. Profils méristématiques de séquoias géants (*Sequoiadendron giganteum* Buchholz) jeunes et âgés durant les stades de repos végétatifs et de débourrement. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 305 (III), 715-720.
- Monteuuis O., 1988. Aspects du clonage de séquoias géants (*Sequoiadendron giganteum* Buchholz) jeunes et âgés. Culture in vitro d'extrémités caulinaires, comparaison des deux types de matériels. Thèse de Doctorat d'Etablissement, Univ. Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 190p.
- Monteuuis O., 1989a. Méristèmes, vieillissement et clonage d'arbres forestiers. *Annales AFOCEL* 1988, 7-39.
- Monteuuis O., 1989b. Analyses microscopiques de points végétatifs de *Sequoiadendron giganteum* jeunes et âgés durant le repos végétatif et lors du débourrement. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 136, *Lettres Bot.* (4/5), 317-326.
- Monteuuis O., Bon M.-C., 1986. Microbouturage du séquoia géant. *Annales AFOCEL* 1985, 49-87.
- Monteuuis O., Bon M.-C., Berthon J.Y., 1987a. Micropropagation aspects of *Sequoiadendron giganteum* juvenile and mature clones. *Acta hort.*, 212, 489-497.
- Monteuuis O., Gendraud M., 1987. Nucleotide and nucleic acid status in shoot tips from juvenile and mature clones of *Sequoiadendron giganteum* during rest and growth phases. *Tree Physiol.*, 3, 257-263.
- Monteuuis O., Pagès C., Sarrañ P., 1987b. De l'amélioration des conditions de bouturage en cascade du *Sequoia sempervirens*. *Annales AFOCEL* 1986, 111-130.
- Murray J.R., Smith A.G., Hackett W.P., 1994. Differential dihydroflavonol reductase transcription and anthocyanin pigmentation in the juvenile and mature phases of ivy (*Hedera helix*). *Planta*, 194, 102-109.
- Nozeran R., 1978. Polymorphisme des individus issus de la multiplication végétative des végétaux supérieurs, avec conservation du potentiel génétique. *Physiol. Vég.*, 16(2), 177-194.



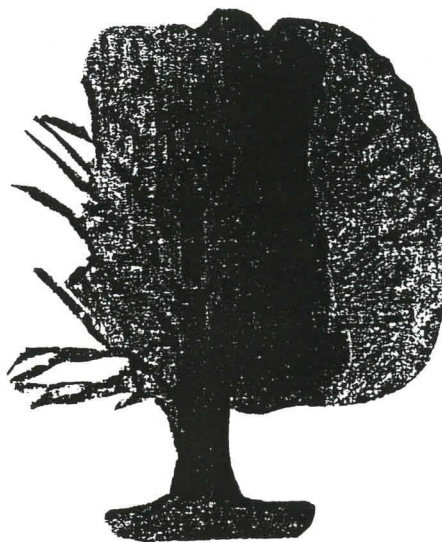
- Nozeran R., 1980. La multiplication végétative chez les végétaux supérieurs. Dans: La multiplication végétative des plantes supérieures. Chaussat R. et Bigot C. Édts, Gauthier-Villars, Paris, 1-29.
- Nozeran R., 1986. Le mouvement morphogénétique spécialement chez les végétaux supérieurs pérennes. *Naturalia monspeliensa*, numéro hors-série 1986, Compte-rendu du Colloque International sur l'Arbre du 9-14 septembre 1985, 415-430.
- Qwston P.W., 1969. The shoot apex in eastern white pine: its structure, seasonal development, and variation within the crown. *Can. J. Bot.*, 47, 1181-1188.
- Passeker Von F., 1947. Entwicklungsphasen und vegetative Vermehrung holziger Gewächse. *Zbl. Ges. Forst.-u. Holzwirtsch.*, 70, 270-292.
- Pierik R.L.M., 1990. Rejuvenation and micropropagation. Dans: *Progress in Plant Cellular and Molecular Biology. Proceedings of the VIIth International Congress on Plant Tissue and Cell Culture.* Van Der Plas L.H.W. et Aartrijk édts, Kluwer Academic, Amsterdam, 91-101.
- Poethig R.S., 1990. Phase change and the regulation of shoot morphogenesis in plants. *Science*, 250, 923-930.
- Schaffalitzky de Muckadell M., 1959. Investigations on aging of apical meristems in woody plants and its importance in silviculture. *Kandrup and Wunsch's bogtrykkeri, Copenhagen*, 307-455.
- Sussex I.M., 1989. Developmental programming of the shoot meristem. *Cell*, 56, 225-229.
- Wareing P.F., 1959. Problems of juvenility and flowering in trees. *Journal of the Linnean Society of London*, 56, 282-289.
- Wareing P.F., 1987. Phase change and vegetative propagation. Dans: *Improving vegetatively propagated crops.* Abbott A.J. et Atkin R.K. édts, Academic Press, London, 263-270.
- Woo H.-H., Hackett W.P., Das A., 1994. Differential expression of a chlorophyll *a/b* binding protein gene and a proline rich protein gene in juvenile and mature phase of English ivy (*Hedera helix*). *Physiol. Plant.*, 92, 69-78.

*SEMINAIRE DU  
GROUPE D'ETUDE DE L'ARBRE*

*Faculté des Sciences de Nancy  
23 et 24 Avril 1998*

*Les changements de phase au cours du développement  
des végétaux ligneux*

*Communications et résumés*



*Organisateur : Jean-Michel Favre  
Secrétariat : Carole Kaupp*

BA  
BR5